Jl S. Afr. Bot. 45 (1): 63–77 (1979)

DIE ANATOMIE EN ULTRASTRUKTUUR VAN DIE EKSTRAFLORALE NEKTARKLIERE VAN *DIOSCOREA SYLVATICA* ECKL. EN DIE SAMESTELLING VAN DIE NEKTAR

I. von Teichman und Logischen en P. J. Robbertse
(Departement Plantkunde, Universiteit van Pretoria)

Uittreksel

Die ekstraflorale nektarkliere by *Dioscorea sylvatica* is van die oppervlakkige soort en word op verskeie dele van die plant aangetref. Die kliere aan die abaksiale kant van die blaarskyf wat sigbare nektardruppeltjies uitskei word beskryf. 'n Skede wat subepidermaal in oorsprong is, skei die klierweefsel van die blaarmesofil. Die klierweefsel is epidermaal in oorsprong. Die periferale laag klierselle verskil van die res deurdat onder andere veral die radiale selwande 'n besondere sterk lipied impregnering het. Die impregnering is ook tot 'n mindere mate by die aktief uitskeidende klierweefsel waargeneem. Die sitoplasmaryke klierselle bevat besonder baie mitochondria met opvallende groot kristae. Goed gedifferensieerde diktiosome is daarenteen afwesig. Die oppervlakkige klierselle het 'n opvallend goed ontwikkelde ER. In die nektar kom daar blykbaar verskeie suikers voor, waaronder fruktose, glukose en sukrose. 'n Aantal aminosure kom ook in lae konsentrasies daarin voor.

Abstract

THE ANATOMY AND ULTRASTRUCTURE OF THE EXTRAFLORAL NECTARIES OF *DIOSCOREA SYLVATICA* ECKL. AND THE COMPOSITION OF THE NECTAR

The extrafloral nectaries of *Dioscorea sylvatica* are of the superficial type and occur in various parts of the plant. The glands on the abaxial side of the leaf blade, which secrete visible droplets of nectar, are described. A sheath which is derived from the hypodermis separates the glandular tissue from the leaf mesophyll. The glandular tissue is derived from the epidermis. The peripheral layer of glandular cells differs from the remainder in that, amongst other things, especially the radial walls are heavily impregnated with lipids. This impregnation also occurs but to a lesser extent in the actively secreting glandular cells. The glandular cells which are rich in cytoplasmic components have an exceptionally large number of mitochondria with well-developed cristae. Well-differentiated dictyosomes are absent however. The superficial glandular cells have a markedly well-developed ER. Various sugars, including fructose, glucose and sucrose occur in the nectar. A number of amino acids occur in the nectar in low concentration.

1. Inleiding

Reeds in 1888 vermeld Correns waarnemings van Kunth, Bokorny en Delpino in verband met die ekstraflorale nektarkliere ("extra-nuptiale Nectarien" soos hy dit noem) op die blare van verskeie *Dioscorea*-spesies. Die Suid-Afrikaanse spesies wat ter sprake was, is waarskynlik *D. elephantipes* en *D. sylvatica* ("Testudinaria *Elephantipes* und *T. montana*"). Correns sien vir die eerste keer

Vir publikasie aanvaar 23 Mei, 1978.

ook kliere op die stingels en blaarstele en gee 'n goeie, volledige beskrywing van die ontogenie en anatomie van die kliere.

Böhmker (1917) het hoofsaaklik die inhoudstowwe van nektarkliere in die algemeen ondersoek terwyl Winkler (1925) die nektarsekresie by *"Testudinaria elephantipes"* meer noukeuring bestudeer het. Orr (1923 en 1926) verwys na vroeëre waarnemings en beskryf vir die eerste keer die gelobde diepgeleë "internal" ekstraflorale nektarkliere in die blare van *D. macroura*, dit is *D. sansibarensis* (Burkill, 1960). In dié kliere, wat hy onderskei van die "superficial" of oppervlakkige soort wat onder andere by *D. sylvatica* voorkom, vind hy Gram positiewe bakterieë wat hy as stikstofbinders beskryf.

In sy bydrae tot die kennis van die ekstraflorale nektarkliere by die Angiospermae maak Zimmermann (1932) onderskeid tussen "gestaltete" en "gestaltlose" nektarkliere. By *Dioscorea sylvatica* kom eersgenoemde tipe, naamlik "strukturele" kliere voor, wat meestal makroskopies sigbaar is, 'n bepaalde vorm aanneem, en anatomies gedifferensieerd is. Dié outeur noem ook dat, slegs ses families van die Monocotyledoneae ekstraflorale nektarkliere besit, en dat hulle meestal wortelstokke of soortgelyke stoororgane het en nie uitgesproke higrofiete is nie.

Schnepf (1969) wys daarop hoe moeilik omgrensbaar die begrippe sekresies en ekskresies in die geval van nektarsekresies is. By *D. sylvatica* is die klierselle vir die uitskeiding van nektar gespesialiseer. Ekskresieselle daarenteen sou die produkte in hulle self opberg. Ons beskou die suikerbevattende oplossing, of "nektar" volgens Schnepf (1969), wat die ekstraflorale nektarkliere van *D. sylvatica* uitskei, as 'n sekresie. Ayensu (1972) gee min bykomstige inligting oor die ekstraflorale nektarkliere by *Dioscorea*, wat hy ook "honey glands" noem. Dit blyk dat daar oor die funksie en die samestelling van sekresies van hierdie kliere van *Dioscorea*-spesies feitlik nog niks bekend is nie (Hegnauer, 1963) en die doel van hierdie werk was om die kennis in hierdie verband aan te vul.

2. Materiaal en Metodes

a. *Algemeen*

Vir die ondersoek is *D. sylvatica*-plante van vier lokaliteite in die Transvaal gebruik nl. 2628-CA Johannesburg; 2430-DB Pelgrimsrust; 2429-BB Potgietersrus en 2529-AD Witbank.

b. *Ligmikroskopiese ondersoek*

Die fiksering is in 10% akroleïen gedoen terwyl die dehidrering volgens Feder en O'Brien (1968) gedoen is. Vir die infiltrasie en inbedding is die monomeer mengsel (Von Teichman und Logischen, 1973a) gebruik. Die vervaardiging van die 2 μm dik harssneë en die kleuring met perjodiumsuur Schiff se reagens (PAS), toluïdienblou (TB) en Soedan-swart is gedoen volgens Von Teichman und Logischen (1973a en b).

c. *Elektronmikroskopiese ondersoek*

Die materiaal is in 6 % glutaaraldehied in 'n 0,05 M natriumkakodilaatbuffer pH 7,4 gefikseer terwyl 2 % OsO_4 in dieselfde buffer vir die nafiksering aangewend is. Die dehidrering is met etanol en 1,2-propileenoksied gedoen en die inbedding met Spurr se inbedmedium (Spurr, 1969). Die dunsneë is met behulp van glasmesse op 'n Reichert OM U3 ultramikrotoom gemaak. Hulle is eers met 5 % uranielasetaat wat in dubbel gedistilleerde water opgelos is en wat 'n paar druppels 96 % etanol bevat het, en daarna met loodsitraat gekleur (Reynolds, 1963). 'n Phillips EM 301 elektronmikroskoop is vir die verdere bestudering en fotografie gebruik.

d. *Chromatografiese ondersoek*

Vir die dunlaagchromatografie is mikrokristallyne selluloseplate berei. Butanol : asynsuur : water = 4:1:1 (v/v) is as loopvloeistof gebruik terwyl die kleuring van die koolhidrate en aminosure met anilienftalaat en ninhidrien respektiewelik uitgevoer is.

'n Hewlett Packard 5750 gaschromatograaf is vir die gaschromatografiese ondersoek gebruik. Die konsentrasie van die monster wat in die apparaat gespuit is, was 19,6 mg/cm^{-3} en slegs 1 μl is ingespuit. 'n 3 m lange glaskolom met 'n buitedeursnee van 6 mm, wat gepak was met 3 % OV-17 op Chromosorb W met 'n maasgrootte van 100 tot 120, is gebruik. Die draergas was stikstof. Die volgende temperatuurgegewens was ter sake. Kolomtemperatuur is geprogrammeer met 'n begintemperatuur van 150 °C en 'n eindtemperatuur van 250 °C terwyl die inlaat- en detektor-temperature 250 °C en 280 °C respektiewelik was. Die programmeringstempo was 10 °C/min. 'n Vlamionisasiedetektor is gebruik.

In 'n poging om 'n relatief groot hoeveelheid sekreet vir die chemiese ontleding te versamel is elf plante in 'n fitotron by 'n daglengte van 12 uur met 'n dag- en nagtemperatuur van 28 °C en 18 °C onderskeidelik en 'n relatiewe humiditeit van 80 % geplaas.

Die sekresies wat as blink, taai druppeltjies by elke aktiewe klier sigbaar was, is daagliks versamel deur die blaar teen 'n baie skoon voorwerpglasie te druk. Dié sekreet is met gedistilleerde water afgewas en die oplossing ingedamp en gevriesdroog. Sekresies is egter ook direk vanaf die blare met behulp van 'n spuitjie versamel en direk gaschromatografies ontleed.

3. Resultate en Bespreking

Volgens Ayensu (1972), en eie waarnemings op vars materiaal kom ekstraflorale nektarkliere op die blare van die volgende Suid-Afrikaanse *Dioscorea*-spesies voor: *D. burchellii, D. cotinifolia, D. dregeana, D. elephantipes, D. hemicrypta, D. mundtii, D. quartiniana, D. retusa* en *D. sylvatica*.

a. *Algemeen*

By *Dioscorea sylvatica* word die ekstraflorale nektarkliere op die blaarlaminas en -stele, sowel as die stingels en bloeiasse aangetref. Die kliere kom aan die abaksiale kant van die lamina voor en is hoofsaaklik in twee gebiede gekonsentreer nl. op die "voorloperpunt" ("Vorläuferspitze" of "forerunner tip") en op die basale gedeelte van die lamina (Fig. 1). Dié verspreiding is blykbaar redelik algemeen by *Dioscorea*-soorte (Burkill, 1960).

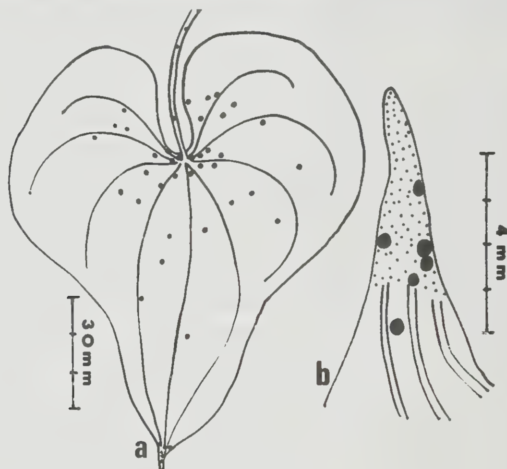


FIG. 1.
Klierverspreiding op die blaar van *D. sylvatica*. 'n Abaksiale aansig a: blaar; b: "voorloperpunt". Die swart kolle verteenwoordig die kliere.

Met die blote oog is hierdie kliere slegs as klein stippeltjies waarneembaar. Onder vergroting is hulle in oppervlakaansig sirkel tot effens ovaalvormig. Blunden *et al.* (1971) gee 'n baie mooi skets van dié aansig. Die lengte daarvan wissel van 0,1 tot 0,45 mm en die breedte van 0,1 tot 0,4 mm. Aktief uitskeidende kliere is blink en groen tot geelgroen van kleur en staan koepelvormig bokant die blaaroppervlak uit, terwyl ou kliere wat hulle afskeidende funksie verloor het, as bruin kratervormige insinkings voorkom.

Die kliere op die blaarstele is meer lank-ovaalvormig en ingesink. Die lengte daarvan wissel van 0,2 tot 0,6 mm en die breedte van 0,1 tot 0,2 mm.

b. *Die anatomie van die ekstraflorale nektarkliere*

By *Dioscorea sylvatica* is die kliere van die oppervlakkige soort (Orr, 1926) aangesien hulle oppervlakkig in die blaarweefsel geleë is en 'n groot gedeelte van die klier aan die buiteoppervlak blootgestel is. In 'n dwarsdeursnee van die blaar,

is die aktief-uitskeidende klier bikonveks van vorm. Dit word van die mesofil afgegrens deur 'n beskermende skede ("Schutzscheide" volgens Correns, 1888). Die selle van hierdie laag is parenchimaties en van die res van die mesofilselle onderskeibaar omdat hulle kleiner is (Fig. 2 en 3) as laasgenoemde selle, langer meristematies bly en dig teenmekaar sluit. In ouer kliere het die selle effens dikker sellulose wande. Dit is in ooreenstemming met Correns (1888) se waarnemings. Zimmermann (1932) vind onder andere by *Acacia dealbata* kliere met soortgelyke skedes waar die radiaalgestrekte selle egter gelignifiseerde selwande toon, terwyl by ander soorte verkurkte selwande in die skede voorkom.

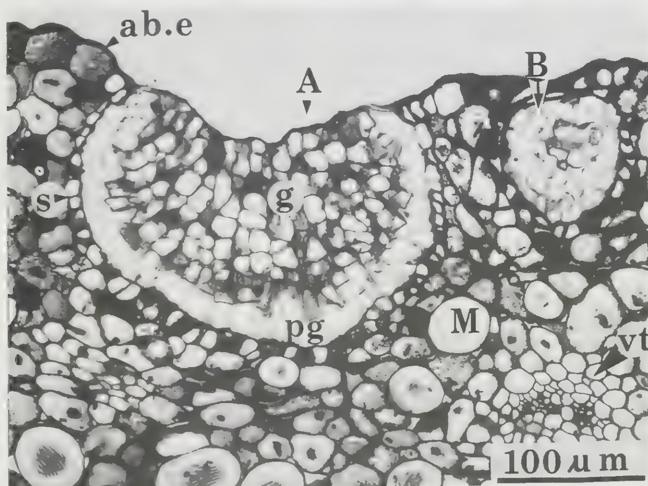


FIG. 2.
'n Dwarsdeursnee van volwasse, aktiewe kliere. A: 'n mediane sneë; B: net aan die kant raakgesny *ab. e*: abaksiale epidermis;*g*: klierselle; *M*: mesofil; *pg*: periferale laag klierselle; *s*: skede; *vt*: vaatweefsel. (PAS & TB-kleuring).

Die klierweefsel self bestaan, in 'n dwarsdeursnee van die blaar, uit vierkantige tot radiaalgestrekte sitoplasmaryke selle met klein vakuole en duidelike kerne (Fig. 3). Die klierselle is dikwels in radiale rye gerangskik. Die laag klierselle wat aan die parenchiemskede grens (die binneste laag klierselle) is baie duidelik van die res van die klierselle onderskeibaar omdat hulle inhoude ligter kleur met PAS/TB (Fig. 2 en 3). Die rede daarvoor mag wees dat hulle relatief minder sitoplasma (grooter vakuole) en kleiner kerne besit.

Kleuring van sneë van volwasse kliere met Soedan-swart (Fig. 4), toon dat die klier bedek is met 'n kutikula en dat hoofsaaklik die radiale wande van die periferale klierselle, wat met PAS/TB ligter kleur, met lipiedagtige stowwe

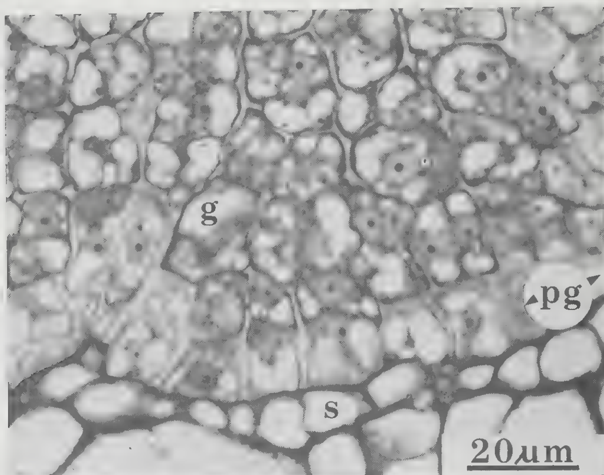


FIG. 3.
'n Dwarsdeursnee van 'n gedeelte van 'n volwasse klier. *g*: klierselle; *pg*: periferale laag klierselle; *s*: skede. (PAS & TB-kleuring).

geïmpregneer is. Soos die PAS-kleuring aantoon (Fig. 5a) bevat veral die genoemde radiale wande feitlik geen sellulose nie. Die TB-kleuring van dieselfde sneë toon dat daar blykbaar klein hoeveelhede hemi-sellulose en pektiese stowwe in dié wande voorkom. Met hierdie ondersoek is gevind, dat jong, reeds makroskopies sigbare kliere wat nog *nie* aktief is nie, nog geen lipiede in die selwande besit nie. Jong, aktiewe kliere toon egter wel lipiedimpregnasie. Correns (1888) en Bergmann (1913) meen dat die radiale selwande van die klierselle met suberien geïmpregneer is.

Volgens Schnepf (1969) word die werklike klierselle by baie nektarkliere deur 'n skede waarvan die selwande met kutien of ander stowwe geïmpregneer is, van die res van die plantweefsel afgegrens. 'n Soortgelyke impregnering van elektrondigte, lipiedagtige stof kan in Fig. 5b en 5c waargeneem word. Hierdie verdikte selwande kom veral in die periferale laag klierselle en die aangrensende klierselle voor wat in Fig. 4 'n positiewe reaksie met Soedan-swart toon.

Correns (1888) het blykbaar meestal kliere wat in die ''oksels'' van die sy-are voorgekom het, ondersoek en daarom is sy opmerking ''An jedes Nectarium im Blatte legen sich mehrere Gefässbündel an'' verstaanbaar. Vir hierdie ondersoek is klierbevattende gedeeltes van die lamina wat tussen die groter are voorkom, gebruik en in geen geval is vaatweefsel direk langs die kliere gevind nie. Die sneë van die blaarpunte het ook geen vaatweefsel naby die kliere getoon nie en is dus in ooreenstemming met Orr (1926) se bevindings.

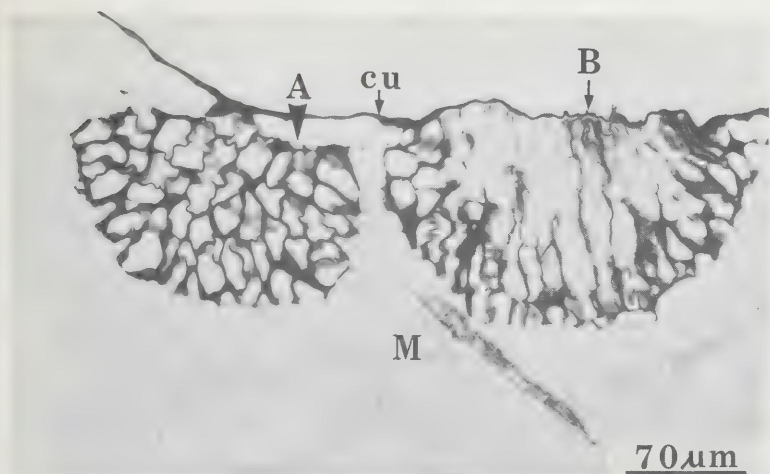


FIG. 4.
'n Dwarsdeursnee van volwasse, aktiewe kliere. A: aan die kant raakgesny, nl deur die periferale laag klierselle; B: 'n meer mediane snee. *M*: mesofil; *cu*: kutikula. (Soedan-swart-kleuring).

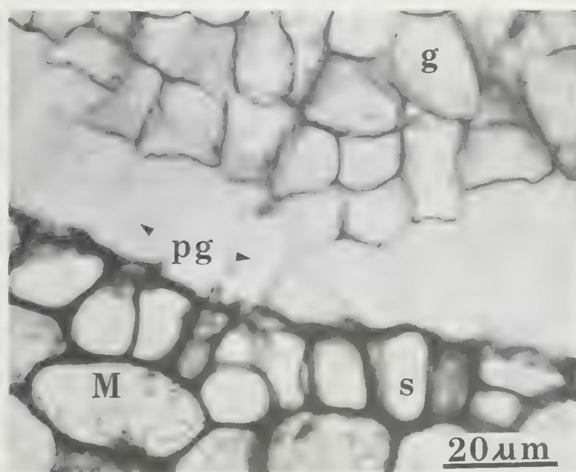


FIG. 5a.
'n Dwarsdeursnee van 'n gedeelte van 'n volwasse klier. *g*: klierselle; *M*: mesofil; *pg*: periferale laag klierselle; *s*: skede. (L.W. uitsluitlik PAS-kleuring.)

Namate die kliere ouer word en hulle hul uitskeidende funksie verloor, begin veral die buitenste klierselle krimp en radiaal afplat, wat tot gevolg het dat die hele klier 'n kratervormige holte in die blaarweefsel vorm.

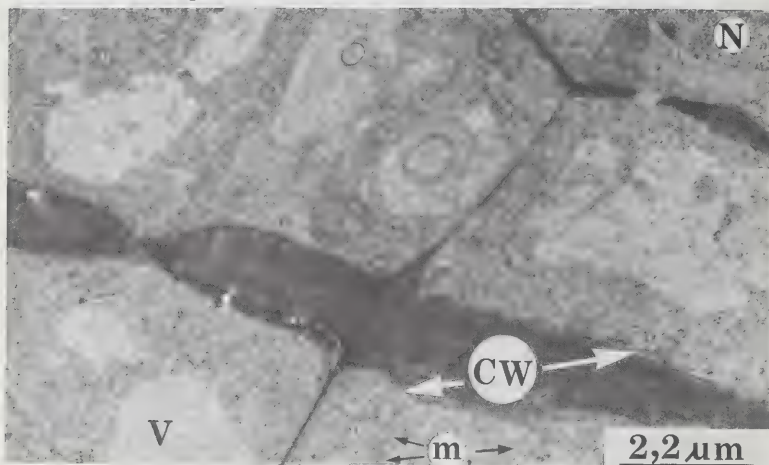


FIG. 5b.
'n Elektronmikrograaf van gedeeltes van klierselle in 'n ouer blaar. *CW*: radiale selwand; *m*: mitochondria; *N*: kern; *V*: vakuool.

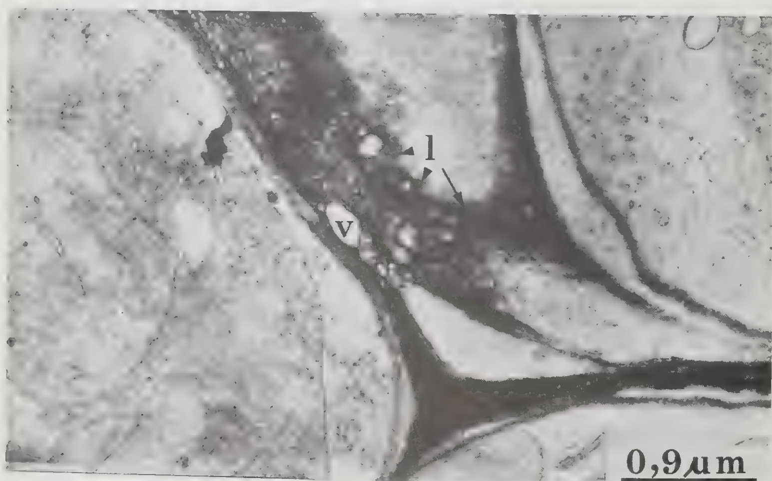


FIG. 5c.
'n Elektronmikrograaf van gedeeltes van klierselle in 'n ouer blaar. *l*: lipiedagtige stof in die selwand; *v*: vesikel.

c. *Die ontogenie van die kliere*

Namate die meristematiese aktiwiteit van die blaarweefsel begin afneem, vind daar 'n basipetale ontwikkeling van ekstraflorale nektarkliere aan die abaksiale kant van die blaar plaas. Die eerste kliere ontwikkel op die "voorloperpunt" en met verloop van tyd vind klierontwikkeling ook meer na die basis van die lamina toe plaas.

Volgens Correns (1888), Bergmann (1913) en Orr (1926) ontstaan die klierweefsel by verskeie *Dioscorea*-soorte uit 'n enkele epidermale sel. In die huidige ondersoek op *D. sylvatica* kon nie met absolute sekerheid vasgestel word of die klierweefsel uit 'n enkele of 'n aantal aangrensende epidermisselle ontstaan nie. Op grond van Fig. 6 en met inagneming van die bogenoemde werkers se bevindings blyk dit egter dat die klierweefsel by *D. sylvatica* waarskynlik ook uit 'n enkele epidermissel ontwikkel. Die epidermissel(le) deel antiklinaal om 'n aantal wigvormige, radiaalgestrekte klierselle te vorm (Fig. 7). Die selle van die skede is egter subepidermaal in oorsprong (Fig. 6), soos ook onder andere deur Correns (1888) aangetoon is.

Terwyl antiklinale delings van die selle van die klierliggaam nog voortdurend plaasvind, begin die klierselle radiaal strek en die selinhoud word meer gevakuoleer. Die selle van die skede begin ook geleidelik vergroot (Fig. 7). Daarna vind periklinale delings van die klierselle plaas (Fig. 8). Deur opeen-

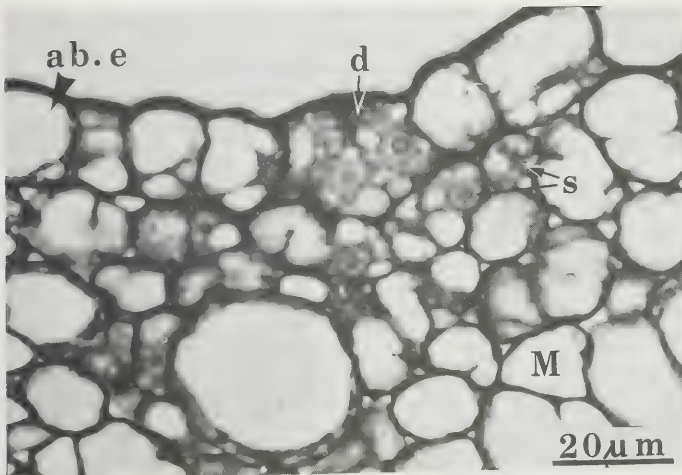


FIG. 6.
'n Dwarsdeursnee van 'n gedeelte van 'n jong *D. sylvatica* blaar. *ab. e*: abaksiale epidermis; *d*: kariokinese is voltooi, maar nie sitokinese nie; *M*: mesofil; *s* meristematiese selle wat oorsprong sal gee aan die skede.

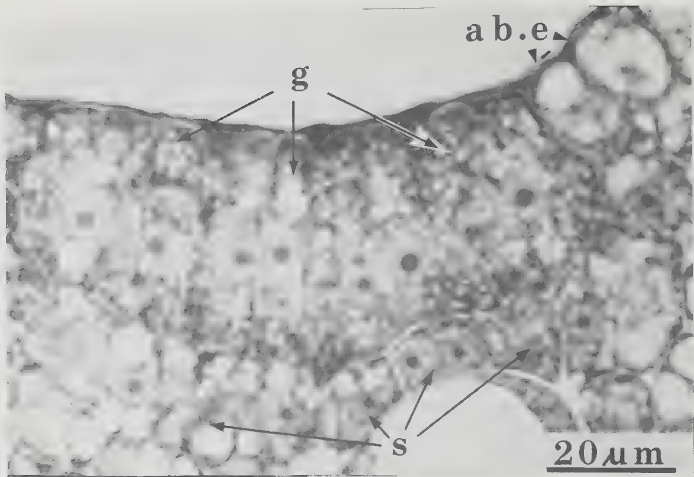


FIG. 7.
'n Dwarsdeursnee van 'n gedeelte van 'n ontwikkelende klier. *ab. e*: abaksiale epidermis; *g*: klierselle; *s*: skedeselle.

volgende antiklinale- en periklinale delings vergroot die klier totdat dit die volwasse stadium bereik (Fig. 2).

d. *Die ultrastruktuur van die klierselle*

'n Opvallende kenmerk van die dieperliggende klierselle is dat hulle besonder ryk is aan mitochondria (Fig. 9). Dit stem ooreen met bevindings van Wrischer (1962), Schnepf (1969) en Tsekos & Schnepf (1974). Die kristae van die mitochondria is opvallend groot (Fig. 10) soos ook deur Wrischer (1962) by nektarkliere van *Vicia faba* waargeneem is. Die selkerne is relatief groot (Fig. 9).

In die plastiede van die klierselle kom elektrondigte buisvormige strukture voor (Fig. 10). Soortgelyke insluitsels van plastiede word ook deur Wrischer (1962) beskryf en volgens genoemde outeur word dit ook deur verskillende ander outeurs vermeld.

Geen goed gedifferensieerde diktiosome is in die klierselle waargeneem nie alhoewel daar in die aangrensende mesofilselle wel diktiosome en goed gedifferensieerde chloroplaste voorkom (Fig. 11). In die oppervlakkige klierselle kom daar 'n opvallende hoeveelheid endoplasmiese retikulum voor. Volgens Schnepf (1969) en Rachmilevitz & Fahn (1973) vind die sekresie waarskynlik deur die endoplasmiese retikulum plaas.

Die spleetvormige openinge in die buitenste selwande van die epidermisselle kan moontlik aan swak fiksering toegeskryf word alhoewel Tsekos & Schnepf



FIG. 8.
'n Dwarsdeursnee van 'n gedeelte van 'n ontwikkelende klier. *ab. e*: abaksiale epidermis; *g*: klierselle; *s*: skedeselle.

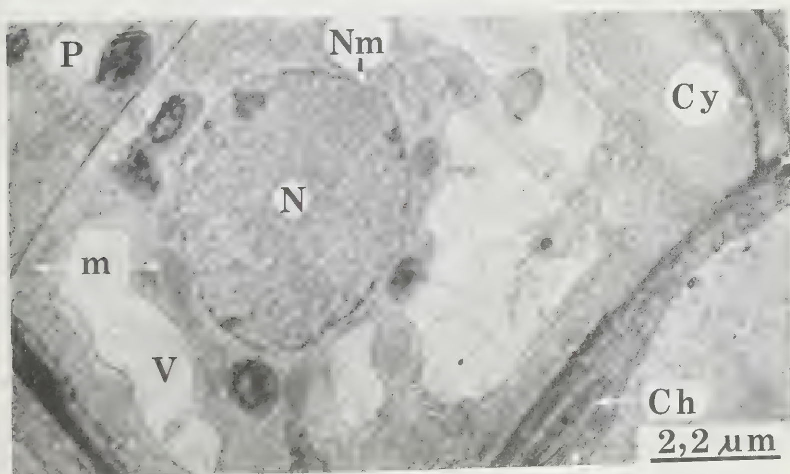


FIG. 9.
'n Elektronmikrograaf van gedeeltes van klierselle in 'n jong blaar. *Ch*: chloroplast; *Cy*: sitoplasma; *m*: mitochondria; *N*: Kern; *Nm*: Kernmembraan; *P*: plastied; *V*: vakuool.

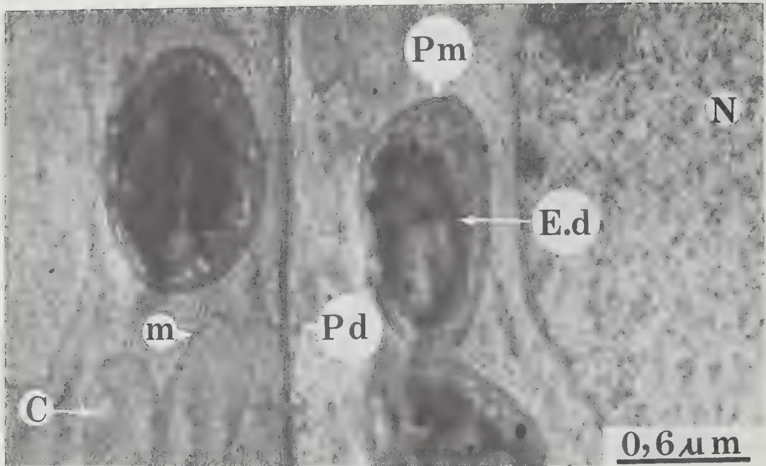


FIG. 10.
'n Elektronmikrograaf wat 'n hoër vergroting van 'n gedeelte van Fig. 9 daarstel. *E. d*: elektrondigte strukture in plastied; *C*: Kristae; *m*: mitochondrion; *N*: Kern; *Pd*: plasmodesma; *Pm*: plastiedmembraan.



FIG. 11.
'n Elektronmikrograaf van gedeeltes van twee mesofilselle aangrensend aan die klier. *CW*: selwand; *D*: diktiosoom; *gr*: granum in chloroplast; *L*: lomasoom; *m*: mitochondrion; *Pl*: plasmalemma; *V*: vakuool.

(1974) soortgelyke splete wat met uitskeiding in verband staan, in die wande van die klierselle van *Viscaria vulgaris* waargeneem het.

e. *Die sekreet van die ekstraflorale nektarkliere*

Die sekresies is sigbaar as klein blink druppeltjies. Die plante in die tuin het veral vroeg in die oggend, ongeveer 'n uur na sonopkoms, aktief nektar uitgeskei. 'n Hoër humiditeit, na onlangse reëns, het die uitskeiding opmerklik laat toeneem. Dit het daartoe aanleiding gegee dat 'n aantal knolle in die fitotron geplaas is sodat 'n groter hoeveelheid sekreet oor 'n periode van ongeveer twee maande versamel kon word. Aktiewe kliere het veral op die blare en jong stingels, wat baie aktief groei, voorgekom. Die kliere op die "voorloperpunt" het voor die kliere op die basale lamina begin uitskei. Die relatief onontwikkelde blare (katafille), aan die basis van die stingel, het ook aktiewe kliere bevat. Namate die sytakke ontwikkel en die apikale groei van die hoofstingel vorder, neem die afskeiding van die kliere op die ouer blare af. In die fitotron het die kliere op die blaarstele en bloeiasse ook aktief nektar uitgeskei. Selfs ouer blare wat al begin geel word het, het nog aktiewe kliere bevat.

Volgens die dunlaagchromatografiese ondersoek kom die volgende suikers moontlik in die sekreet voor: arabinose, fruktose,* galaktose,* glukose,* manrose,* melibiose, raffinose, sorbose, sukrose; asook die suiker derivaat glukuronsuur. Blykbaar kom ook die volgende aminosure in lae konsentrasies voor: alanien,* aspartiensuur, glisien,* glutamiensuur,* serien,* treonien, valien* of metionien en waarskynlik ook arginien. Die suikers en aminosure wat met 'n sterretjie gemerk is, kom volgens Hegnauer, 1963 onder andere ook in die slym van *Dioscorea*- en *Tamusknolle* voor.

Uit die gaschromatografiese ondersoek blyk dit dat die samestelling van die sekreet nie konstant is nie. Die variasie is moontlik die gevolg van mikrobiese werking en/of ensiemwerking (Zimmermann, 1953) nadat die nektar versamel is. Identifisering van die suikers is bemoeilik omdat die suiwer suikers wat as standaarde gebruik is, samestellings van isomere was.

Met inagneming van bogenoemde probleme dui die voorlopige gaschromatografiese resultate daarop dat daar moontlik nege suikerkomponente in die nektar voorkom. Met die tyd ter beskikking kon egter net drie met sekerheid geïdentifiseer word, nl. fruktose, glukose en sukrose. Dit stem onder andere ooreen met die waarnemings van Percival (1961), op die nektar van *Tamus communis* wat naverwant is aan *Dioscorea*, asook onlangse gaschromatografiese nektarontledings op twee *Impatiens* spp. (Elias en Gelband, 1977). Suikers wat blykbaar nie in die uitskeiding van *D. sylvatica* voorkom nie, is arabinose, galaktose, mannose en sorbose (aldus die gaschromatografiese ondersoek).

Ongelukkig geld die stelling van Helder (1958) in verband met nektarkliere vandag nog nl. "little attention has been paid to the physiology of these organs". Daar is relatief min inligting oor (a) die invloed van verskillende faktore op die

proses van nektarproduksie en (b) die meganisme van die nektarsekresie (Helder, 1958 en Schnepf, 1969). Die sekresieproses is onafhanklik van die direkte invloed van baie eksterne faktore. Die algemene fisiologiese toestand van die plant, die stadium van ontwikkeling asook die "suikerstatus" van die plantorgane wat die kliere dra, speel egter 'n betekenisvolle rol in die sekresieproses (Helder, 1958). Correns (1888) se vraag na die betekenis van die nektarkliere vir die biologie van die plant kan nog nie beantwoord word nie.

Die mening van Elias en Gelband (1977) oor die basiese rol van ekstraflorale nektarkliere nl. "current workers accept their role as ant attracting organs" lyk onaanvaarbaar vir *Dioscorea sylvatica*. Miere is naamlik nooit in die natuur op die plante waargeneem nie en outoriteite soos Burkill (1960) meen dat die bestuiwing hoofsaaklik deur nagvlieënde insekte plaasvind. Plante wat tydens hierdie ondersoek in die fitotron gehou is, is wel deur miere besoek.

Volgens Schnepf (1969) kan die nektaruitskeiding die gevolg wees van ondoeltreffende floëemvervoer in meristematiese weefsels waar 'n wanbalans tussen koolhidrate en stikstofverbindings bestaan.

DANKBETUIGING

Hierdie navorsing is finansieël deur die WNNR en die Navorsings- en Publikasiefonds van die Universiteit van Pretoria ondersteun. Graag wil ons ons opregte dank uitspreek teenoor die volgende persone: Mejj Erika Herbst en Joan Hoogenhout vir hulle vaardigheid met die bereiding van die sneë; menere E. G. Groenewald en J. D. Schiecke, voorheen onderskeidelik verbonde aan die Departemente Plantkunde en Chemie van die Universiteit van Pretoria, vir hulle hulp met die chromatografiese ondersoeke.

LITERATUURVERWYSINGS

AYENSU, E. S., 1972. Dioscoreales. In: C. R. Metcalfe (red.), *Anatomy of the Monocotyledons*. VI. Oxford: Clarendon Press.

BERGMANN, E., 1913. *Die Entwicklungsgeschichte der extranuptialen Nektarien von Dioscorea discolor*. Dissertation Münster. Bl. 21–27. Münster: Regensbergsche Buchdruckerei.

BLUNDEN, G., HARDMAN, R. en HIND, F. J., 1971. The comparative morphology and anatomy of *Dioscorea sylvatica* Eckl. from Natal and the Transvaal. *J. Linn. Soc.* (Bot.) **64:** 431–446.

BÖHMKER, H., 1917. Beiträge zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien. *Beih. bot. Zbl.* **33**(1): 169–247.

BURKILL, I. H., 1960. The organography and the evolution of Dioscoreaceae, the family of the Yams. *J. Linn. Soc.* (Bot.) **56:** 319–412.

CORRENS, C. E., 1888. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der extranuptialen Nectarien von *Dioscorea. Sber. Akad. Wiss. Wien* **97:** 651–674.

ELIAS, T. S. en GELBAND, H., 1977. Morphology, anatomy, and relationship of extrafloral nectaries and hydathodes in two species of *Impatiens* (Balsaminaceae). *Bot. Gaz.* **138**(2): 206–212.

FEDER, N. en O'BRIEN, T. P., 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. *Am. J. Bot.* **55**(1): 123–142.

HEGNAUER, R., 1963. *Chemotaxonomie der Pflanzen.* Band II. *Monocotyledoneae.* Basel en Stuttgart: Birkhäuser Verlag.

HELDER, R. J., 1958. The excretion of carbohydrates (nectaries). In: W. Ruhland (red.), *Encyclopedia of Plant Physiology.* VI. Berlin: Springer Verlag.

ORR, M. Y., 1923. The leaf glands of *Dioscorea macroura* Harms. *Notes R. bot. Gdn. Edinb.* **14:** 57–72.

————, 1926. On the secretory organs of the Dioscoreaceae. *Notes R. bot. Gdn. Edinb.* **15:** 133–146.

PERCIVAL, M. S., 1961. Types of nectar in angiosperms. *New Phytol.* **60:** 235–281.

RACHMILEVITZ, T. en FAHN, A., 1973. Ultrastructure of nectaries of *Vinca rosea* L., *Vinca major* L. and *Citrus sinensis* Osbeck cv. *Valencia* and its relation to the mechanism of nectar secretion. *Ann. Bot.* **37:** 1–9.

REYNOLDS, E. S., 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.* **17:** 208–212.

SCHNEPF, E., 1969. Sekretion und Exkretion bei Pflanzen. In: M. Alfert *et al.* (reds.), *Protoplasmatologia.* Band 8, Deel 8. Wien: Springer Verlag.

SPURR, A. R., 1969. A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* **26:** 31–43.

TSEKOS, I., en SCHNEPF, E., 1974. Der Feinbau der Drüsen der Pechnelke *Viscaria vulgaris. Biochem. Physiol. Pflanzen* **165:** 265–270.

VON TEICHMAN UND LOGISCHEN, I., 1973 (a). Voorbereiding van plantmateriaal vir glikolmetakrilaatinbedding en die kleuring van die sneë vir ligmikroskopie. *Spectrum* **11**(2): 111–115.

————, 1973 (b). Die kleuring van harssneë II. *Spectrum* **11**(3): 183–186.

WINCKLER, H., 1925. Massenhafte Nektarabsonderung bei *Testudinaria elephantipes. Ber. dt. bot. Ges.* **43:** 590–592.

WRISCHER, M., 1962. Elektronenmikroskopische Beobachtungen an extrafloralen Nektarien von *Vicia faba* L. *Acta bot. croat.* **20/21:** 75–94.

ZIMMERMANN, J. G., 1932. Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. *Beih. bot. Zbl.* **49**(1): 99–196.

ZIMMERMANN, M., 1953. Papierchromatographische Untersuchungen über die pflanzliche Zuckersekretion. *Ber. schweiz. bot. Ges.* **63:** 402–429.